

RESPUESTA ESPERADA EN LÍNEAS DE TRIGO SELECCIONADAS CON BASE EN EL COMPORTAMIENTO DE SUS MESTIZOS AUTOFECUNDADOS

EXPECTED RESPONSE IN WHEAT SELECTED LINES BASED ON PERFORMANCE OF SELFED TOPCROSS PROGENIES

Ignacio Benítez Riquelme¹

RESUMEN

Una de las estrategias de mejoramiento del potencial de rendimiento en autógamias es el reciclamiento recurrente de líneas de generaciones tempranas. Normalmente, en cada reciclamiento la elección de líneas es con base en su comportamiento *per se* y no por su mayor aptitud combinatoria general (ACG), ya que para medirla se requiere más semilla F_1 de la cruce probadora (M) de la que normalmente se produce. En este estudio se deriva la respuesta esperada por año para el caso en que se evalúa a la progenie F_2 (MS) de cada M formada por cuatro probadores apareados a líneas autofecundadas derivadas de poblaciones panmícticas, y se compara con la respuesta que corresponde a la evaluación de progenies F_1 ; ello a través de una amplitud de frecuencias génicas iniciales (p) y grados de dominancia (h). El uso de MS en lugar de M, en ningún caso de p y h afectó la categorización genética que se obtiene para medias y varianzas de M de los cuatro probadores; los MS sólo reducen la magnitud de ambas. A consecuencia del valor genotípico positivo de los heterocigotes, el mejor probador fue el de baja ACG o de baja frecuencia de genes favorables del carácter seleccionado. Si bien la evaluación de MS no produjo las respuestas por año más altas, en cultivos como el trigo (*Triticum aestivum* L.) permite reducir la polinización manual a una por cada MS formado. Entre líneas, la recuperación más alta de la respuesta por año, para el caso de MS, fue con líneas S_2 .

PALABRAS CLAVE ADICIONALES

Triticum aestivum L., selección recurrente, respuesta a la selección, rendimiento de grano, resistencia durable, probadores de ACG.

SUMMARY

One of the breeding strategies of improving yield potential in autogamous crops is the recurrent recycling of early generation lines. Usually, in every recycle stage, line selection is based on *per se* performance, instead of its general combining ability (GCA) because the F_1 seed produced is normally insufficient to evaluate the F_1 testcross (TC). In this study, the yearly expected genetic gain is derived for the case in which the evaluation units are F_2 progenies (STC) of every TC integrated for four testers mated to selfed lines from panmictic populations, and the advance is compared with the TC expected genetic gain across a range of initial allelic frequencies (p) and degrees of dominance (h). The STC instead of TC procedure, did not affect the genetic ranking of TC means and variances of the four testers; STC procedure only reduced the magnitude of means and variances. As a consequence of the positive genotypic value of the heterozygous, the best tester was the one with small GCA value or low favorable genes frequency. The STC procedure did not produce the yearly highest response; however, in wheat (*Triticum aestivum* L.) populations, STC reduced hand pollinations to one for each selfed testcross obtained. The highest yearly recuperated response within lines, in STC case, was in S_2 lines.

ADDITIONAL INDEX WORDS

Triticum aestivum L., recurrent selection, selection response, grain yield, durable resistance, GCA testers.

INTRODUCCIÓN

De los métodos convencionales disponibles para el mejoramiento de caracteres cuantitativos en cultivos autógamias, el de pedigrí es el más común. Típicamente dos líneas progenitoras altamente homocigóticas se cruzan, y a partir de la generación F_2 por autofecundación y

¹ Instituto de Recursos Genéticos y Productividad del Colegio de Postgraduados. C.P. 56230 Montecillo, Estado de México. Tel. y Fax: 01(595)2-0262. E-mail: riquelme@colpos.colpos.mx

selección visual entre y dentro de progenies se genera líneas nuevas. Con este procedimiento se persigue combinar y fijar en la línea nueva una alta proporción de alelos favorables de ambos padres. En la combinación alélica, buena parte del éxito se apoya en un reciclamiento adecuado y selecto de líneas establecidas (Dudley, 1982; Skovmand y Rajaram, 1990), mientras que la probabilidad de fijación de un alelo por autofecundación es proporcional y altamente dependiente de las frecuencias génicas de la población base (Ho y Comstock, 1980).

Siempre que se cruza dos líneas puras contrastantes en algunos de sus genes, la frecuencia de segregación alélica en la generación F_2 es 0.5. Esta frecuencia, traducida en probabilidad, no obstante la buena elección de progenitores, obliga al fitomejorador a evaluar tantas progenies de cruza como sus recursos se lo permitan, pues con ello incrementa la probabilidad de identificar segregantes transgresivos positivos. En esta fase, generalmente se requiere una alta erogación de recursos.

Como alternativa para incrementar la frecuencia de alelos favorables en poblaciones básicas y por lo tanto de la probabilidad de su fijación, Benítez (1996) sugirió la selección recurrente en la generación F_2 de cruza evaluadas *per se* en ensayos repetidos y su inmediata recombinación. Con ello obtuvo, aparte de un incremento gradual y substancial de las frecuencias alélicas favorables, una reducción en el número de cruza a evaluar en generaciones avanzadas, al llevar por pedigrí únicamente las cruza F_2 seleccionadas en cada ciclo de selección. Además, el seleccionar y recombinar en la generación F_2 incrementa la tasa de recombinación producto de la mayor frecuencia de rompimiento de bloques de ligamiento (Silvela y Diez-Barra, 1985; Kelly y Adams, 1987), y reduce el tiempo y espacio requeridos para completar un ciclo de selección (Beaver y Kelly, 1994).

Las experiencias obtenidas en maíz (*Zea mays* L.) con la evaluación *per se* de cruza autofecundadas que dan lugar a líneas S_1 , S_2 ,... muestran una falta de correspondencia entre la mayor expresión de un carácter cuantitativo en las líneas evaluadas *per se* y su aptitud combinatoria general (ACG) (Hallauer y López-Pérez, 1979; Smith, 1986), y de que la selección recurrente con evaluación *per se* de líneas no necesariamente mejora la ACG (Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1988). Tratándose del mejoramiento de caracteres cuantitativos cuya acción génica en autógamias es predominantemente aditiva y aditiva x aditiva, la prueba de ACG de las líneas derivadas de cada cruza F_2 permitiría, aparte de incrementar la probabilidad de fijación de alelos favorables, asegurar que el material seleccionado y recombinado en cada ciclo de selección recurrente contenga y combine predominantemente los alelos responsables de dichos efectos genéticos.

Todos los métodos de selección recurrente para ACG constan de tres fases: i) recombinación de líneas seleccionadas, ii) formación de las cruza probadoras (línea x probador = cruza probadora o mestizo) y iii) evaluación de la cruza probadora para la eventual selección de la línea progenitora. Entre métodos, la diferencia se establece por el tipo de probador (Márquez, 1988), de la generación de autofecundación de las líneas para realizar la cruza probadora (Rawlings y Thompson, 1962), y de la disponibilidad de semilla F_1 para evaluar la cruza probadora en ensayos de rendimiento repetidos en parcelas convencionales. Sobre esto último, Benítez (1998) realizó cuatro ciclos de selección recurrente para ACG en trigo y encontró que el principal problema operativo en la ejecución del método de selección fue el alto número de cruza a realizar en las fases i) y ii) en compensación del bajo número de semillas (entre 10 y 20) que generalmente se obtiene en trigo de cada polinización manual. Para superar el problema de la escasa semilla F_1 generada en las fases i) y ii), se propone el uso de semilla F_2 ; con ella no sólo se permitiría formar un alto

número de líneas, sino que además se podría evaluar exhaustivamente a sus mestizos autofecundados en parcelas convencionales con varias repeticiones. En igual forma, con el uso de semilla F_2 se podría reducir la polinización manual a una por cada cruza en fases i) y ii), generándose tantas cruzas como líneas y mestizos se recombinen y evalúe, respectivamente.

Dada la diversidad de probadores (Márquez, 1988) y ante la posibilidad de poder derivar líneas y evaluar mestizos de cualquier generación de autofecundación, el objetivo de este estudio fue derivar la respuesta genética esperada por ciclo de selección y por año, de la selección recurrente para alta ACG de líneas S_1 y S_2 de trigo seleccionando con base en el comportamiento de sus mestizos autofecundados generados con cuatro probadores, y comparar las respuestas obtenidas con las de mestizos no autofecundados.

MATERIALES Y MÉTODOS

La población original fue un compuesto balanceado de semilla de 28 cruza F_2 (CBF2) producto del cruzamiento dialélico entre ocho variedades de trigo. Los cruzamientos para la formación del CBF2 fueron realizados por Escobar *et al.* (1972). En esta población, Benítez (1998) realizó cuatro ciclos de selección recurrente para ACG con base en la evaluación de mestizos F_1 (M) formados a partir del cruzamiento de plantas F_1 con el CBF2 como probador. Del cuarto ciclo del esquema anterior, se seleccionó a las 11 familias F_2 de mayor ACG. Éstas fueron cruzadas bajo el dialélico $n(n-1)/2$ con $n=11$ y repetido cuatro veces formándose 210 de las 220 cruza posibles. Las 210 cruza constituyeron la población básica del quinto ciclo de selección obtenido en la estación de cultivo de otoño-invierno (OI) de 1994/95 bajo invernadero. Para el propósito del estudio, esta última población será la variedad original (VO) o población panmíctica de referencia para derivar la respuesta a la selección. A partir de la

VO, el procedimiento de selección se modificó para seguir el que se muestra en el Cuadro 1.

En las evaluaciones de campo, cada cruza en F_2 (verano de 1995), y cada mestizo autofecundado (MS) (verano de 1996) se inoculó con el patotipo TBD/TM (Singh, 1991) de roya de la hoja (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici*) en el estado 7 de la escala de Roming (1957). Como probadores se utilizó las variedades de trigo: Jupateco 73S y Norteño M67.

DERIVACIÓN TEÓRICA Y RESULTADOS

Los tres genotipos de VO bajo apareamiento endogámico que puede tomarse para realizar la cruza probadora, para un modelo aditivo *inter-loci* con varianza aditiva y dominante, y para cuando cada *locus* tiene dos alelos (A, a) con frecuencias génicas p y q, respectivamente, tendrán las frecuencias genotípicas que se muestra en el Cuadro 2, siendo F_t el coeficiente de endogamia de la generación t de autofecundación. Como cada M se forma al mismo tiempo que la línea, las frecuencias de las líneas serán equivalentes a las frecuencias genotípicas individuales de la generación t-1. Las frecuencias génicas del alelo más favorable A son 1, 1/2 y 0 para las líneas (AA), (Aa) y (aa), respectivamente. Los valores genotípicos de cada mestizo autofecundado (MS) son los correspondientes a su promedio, tomando como valores codificados a: u, h y -u para los individuos AA, Aa y aa, respectivamente. Cuatro probadores posibles para el mismo *locus* son: 1 (AA), 2 (Aa), 3 (aa) y 4 la población original (VO).

Del Cuadro 2, la media genotípica de MS del probador 1 (MS1) cruzado con las diferentes líneas es:

$$\begin{aligned} MS1 &= (p^2 + pqF_{t-1})u + 2pq(1 - F_{t-1}) \\ &\quad [((1/2)u + (1/4)h)] + (q^2 + pqF_{t-1})(1/2)h \\ &= pu + (1/2)qh. \end{aligned}$$

Cuadro 1. Obtención de la población de sexto ciclo de selección de líneas de alta ACG con base en el comportamiento de sus mestizos autofecundados.

Ciclo†	Fase	Meta
OI (94/95)	Recombinación de n=11 familias F ₂ [dialélo n(n-1)/2 repetido] en invernadero	Obtención de 210 cruzas (población C5)
IP (1995)	Incremento de semilla F ₁ en cruzas maceta ⁻¹ en invernadero	Obtener semilla F ₂
V (1995)	Evaluación en campo de cruzas F ₂ , selección y cruzamiento de plantas a floración con probadores de ACG	Formar 210 familias F ₃ y su cruzas probadora (M)
IP (1996)	Incremento de semilla F ₁ de M en campo	Formar los M autofecundados (MS)
V (1996)	Evaluación de MS en ensayos repetidos, dos ambientes y parcelas convencionales	Identificación del 5 % de mejores MS y sus correspondientes familias F ₃
OI (96/97)	Recombinación de 11 familias F ₃ al igual que en ciclo OI (94/95)	Obtención de 220 cruzas (población C6)

† OI = Ciclo de cultivo Otoño-Invierno; IP = Invierno-Primavera, y V = Verano

Cuadro 2. Estructura genotípica de las líneas en la generación t de autofecundación y del valor genotípico de sus mestizos autofecundados obtenidos con cuatro tipos de probadores.

Parámetro y probador	Líneas		
	(AA)	(Aa)	(aa)
Frecuencia genotípica	$p^2 + pqF_{t-1}$	$2pq(1 - F_{t-1})$	$q^2 + pqF_{t-1}$
Frecuencia de A	1	1/2	0
Valor genotípico de los mestizos autofecundados			
Probador			
1 (AA)	u	$(1/2)u + (1/4)h$	$(1/2)h$
2 (Aa)	$(1/2)u + (1/4)h$	$(1/4)h$	$(1/4)h - (1/2)u$
3 (aa)	$(1/2)h$	$(1/4)h - (1/2)u$	-u
4 (VO)	$pu + (1/2)qh$	$(1/2)[(p-q)u - (1/2)h]$	$(1/2)ph - qu$

Para el probador 1(AA) y los tres restantes (Cuadro 3), las medias genotípicas de MS fueron constantes e independientes de las frecuencias genotípicas de las líneas y sólo diferenciadas de las medias para M presentadas por Márquez (1988) en la disminución de un medio en el valor genotípico del heterocigote debida a la autofecundación realizada para obtener los MS. Este resultado implica que si el carácter sujeto a mejoramiento tiene un grado promedio de dominancia (a) por ejemplo de sobredominancia (a = 2.0), el comportamiento de medias de MS para frecuencias génicas de p entre cero y uno es el de dominancia completa (a=1); o bien, si el carácter tiene un a=1.0, el comportamiento de medias de MS es de dominancia parcial (a = 0.5).

Del Cuadro 2 la varianza genotípica de MS del probador AA (σ^2_{MS1}) cruzado con las diferentes líneas es:

$$\sigma^2_{MS1} = (p^2 + pqF_{t-1})u^2 + 2pq(1-F_{t-1})[(1/2)u + (1/4)h]^2 + (q^2 + pqF_{t-1})[(1/2)h]^2 - (MS1)^2 = (1/2)pq(1+F_{t-1})[u - (1/2)h]^2.$$

En esta varianza y para el resto de MS (Cuadro 3), se aprecia que, a excepción de las producidas con los probadores 2 y 3, su magnitud se redujo al pasar de M a MS, pues en los segundos el valor genotípico del heterocigote se disminuye en un medio. Graficando las varianzas con respecto a p (Figura 1) combinando dos niveles de endogamia para líneas (S₁ y S₂) con dos tipos de mestizos (M y MS) para los cuatro probadores y tomando como base un a = 1.0, se encontró que la mejor discriminación de M o MS es con la combinación de líneas S₂ con mestizos M (S₂M) del probador 3 (aa).

Como la VO es un compuesto recombinante producto del cruzamiento aleatorio entre familias F₂ (plantas S₀ autofecundadas seleccionadas por su alta ACG con un coeficiente de en-

dogamia F = 0), su estructura genotípica será la de una típica población panmíctica; ello bajo el supuesto de que los componentes familiares F₂ no están emparentados. Con referencia a esta población y considerando además equilibrio de ligamiento, la respuesta esperada a la selección (R) de líneas extraídas de VO y seleccionadas con base en el comportamiento de sus mestizos será (Empig *et al.*, 1972):

$$R = [i \text{ cov}(p, g) / \sigma_{MS}] (2\alpha_0), \tag{1}$$

donde i es la intensidad de selección; cov (p,g) es la covarianza entre la media de cada MS (g) y la frecuencia génica (p) de las líneas que son seleccionadas y recombinadas; σ_{MS} es la desviación estándar fenotípica entre medias de MS evaluados y $2\alpha_0$ es el cambio en la media genotípica que se obtiene cuando la frecuencia del gen favorable se incrementa en una unidad por efecto de la selección, e igual a dos veces el efecto medio de sustitución de un gen en la población original (VO).

Del Cuadro 2 y de la Ecuación 1 desarrollada para el probador 1, se tiene:

$$\text{cov}(p, g)_{MS1} = (P^2 + pqF_{t-1})u + pq(1-F_{t-1})[(1/2)u + (1/4)h] - p[pu + (1/2)qh] = (1/2)pq(1+F_{t-1})\{[u + (1/2)(q-p)h] - qh\},$$

donde la parte interna del paréntesis rectangular corresponde al efecto medio de sustitución de un gen en la población de MS e identificado como α_1 . Así, la expresión anterior queda:

$$\text{Cov}(p, g)_{MS1} = (1/2)pq(1+F_{t-1})(\alpha_1 - qh),$$

cuya sustitución en la Ecuación 1 produce la expresión

$$R_{11} = ipq(1+F_{t-1})\alpha_0(\alpha_1 - qh) / \sigma_{MS1}$$

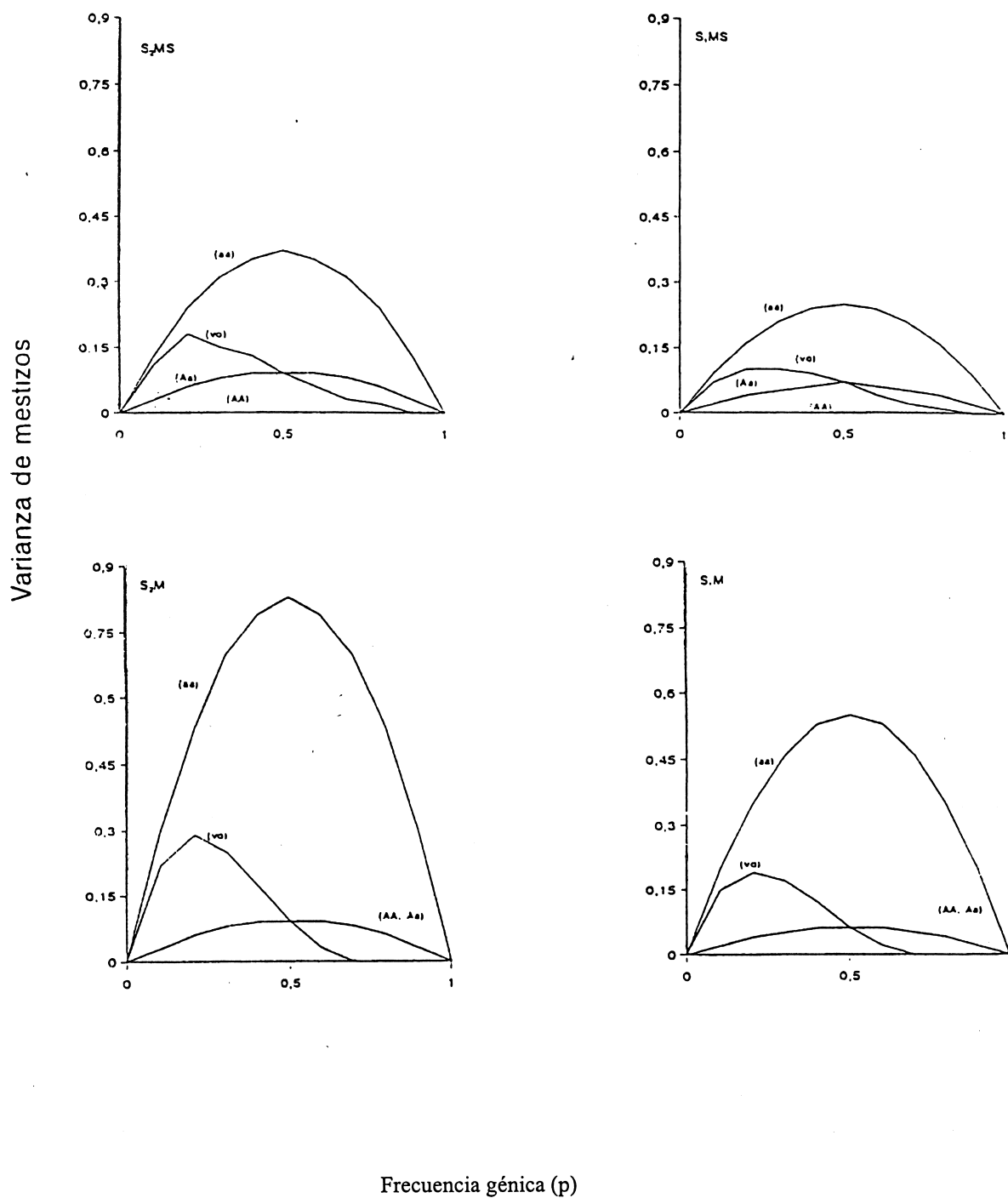


Figura 1. Varianza de mestizos (M) y mestizos autofecundados (MS) de líneas S₁ y S₂ obtenidas con los probadores AA, Aa, aa y VO, para frecuencias génicas del alelo favorable (p) entre cero y uno.

que mide la respuesta a la selección de líneas tomadas en la generación t de autofecundación y seleccionadas con base en el comportamiento de sus mestizos autofecundados formados con el probador 1.

Las respuestas a la selección para el resto de probadores y de los casos particulares de líneas S₁ y S₂ (Cuadro 4), muestran diferencias respecto a las obtenidas para mestizos no autofecundados (Rawlings y Thompson, 1962) en la magnitud del aprovechamiento del valor del heterocigote y del valor del efecto medio de sustitución de genes de $\alpha_1 = u + (1/2)(q-p)h$ por $\alpha_0 = u + (q-p)h$.

De interés práctico es el análisis de la respuesta esperada a la selección con el método seguido en los primeros cinco ciclos de selección en trigo, que fue con mestizos F₁ de líneas S₁ cruzadas con el probador CBF2 denominado S1MVO, y del seguido a partir del quinto ciclo de selección (S2MS). Se incluye además, las combinaciones de líneas S₁ y S₂ con M y MS formados con el probador 3 (aa). Ignorando las diferencias que pudiera inducir el ambiente y la interacción genotipo por ambiente en la desvia-

ción estándar fenotípica de medias de M o MS y centrando la atención en las covarianzas entre líneas y sus progenies M o MS, además de las varianzas genéticas de M o MS, en el entendido de que cuando se compara respuestas para dos tipos de progenies, la eficiencia es aproximadamente establecida por la magnitud del numerador de la respuesta (Cockerham y Matzinger, 1985). Tomando primero las combinaciones mencionadas para el probador 3 y comparando sus R en la forma (R_k/R_j), siendo k y j los métodos contrastados, se tiene que dentro de M o MS, la R con líneas S₂ es 1.5:1 veces mayor que la de líneas S₁ (Cuadro 4). Con este probador (aa), la utilización de MS respecto a M tanto en líneas S₁, S₂, como en líneas S_t es:

$$R_{MS}/R_M = [(\alpha_1 + ph)/(\alpha_0 + 2ph)](\sigma_M/\sigma_{MS}). \tag{2}$$

Tomando primero al cociente de desviaciones estándares fenotípicas como genotípicas entre mestizos (Cuadro 2), la Ecuación 2 queda:

$$R_{MS}/R_M = [(\alpha_1 + ph)/(\alpha_0 + 2ph)] \{ (u+h)/[u+(1/2)h] \}. \tag{3}$$

Cuadro 3. Medias y varianzas genotípicas entre mestizos (M) y mestizos autofecundados (MS) para cada probador cruzado con diferentes líneas.

Probador†	Media	Varianza
1 (AA)	$pu + (1/2)qh$ $pu + qh$	$(1/2)pq(1 + F_{t-1})[u - (1/2)h]^2$ $(1/2)pq(1 + F_{t-1})(u - h)^2$
2 (Aa)	$(1/2)[(p - q)u + (1/2)h]$ $(1/2)[(p - q)u + h]$	$(1/2)pq(1 + F_{t-1})u^2$ $(1/2)pq(1 + F_{t-1})u^2$
3 (aa)	$(1/2)ph - qu$ $ph - qu$	$(1/2)pq(1 + F_{t-1})[u + (1/2)h]^2$ $(1/2)pq(1 + F_{t-1})(u + h)^2$
4 (VO)	$(p - q)u + pqh$ $(p - q)u + 2pqh$	$(1/2)pq(1 + F_{t-1})[u + (1/2)(q - p)h]^2$ $(1/2)pq(1 + F_{t-1})[u + (q - p)h]^2$

† Renglón superior MS; renglón inferior M [datos de Rawlings y Thompson (1962), adaptados a la presente nomenclatura].

Cuadro 4. Coeficientes de respuesta esperada en líneas S₁ y S₂ seleccionadas con base en el comportamiento de sus mestizos (M) y de sus mestizos autofecundados (MS) formados con cuatro probadores distintos.

Probador† j	Líneas S _t †	Líneas S ₁ †	Líneas S ₂ †
1 (AA)	(1+F _{t-1})(α ₁ -qh) (1+F _{t-1})(α ₀ -2qh)	α ₁ -qh α ₀ -2qh	(3/2)(α ₁ -qh) (3/2)(α ₀ -2qh)
2 (Aa)	(1+F _{t-1})(α ₁ -qh+ph) (1+F _{t-1})(α ₀ -2qh+2ph)	α ₁ -qh+ph α ₀ -2qh+2ph	(3/2)(α ₁ -qh+ph) (3/2)(α ₀ -2qh+2ph)
3 (aa)	(1+F _{t-1})(α ₁ +ph) (1+F _{t-1})(α ₀ +2ph)	α ₁ +ph α ₀ +2ph	(3/2)(α ₁ +ph) (3/2)(α ₀ +2ph)
4 (VO)	(1+F _{t-1})α ₁ (1+F _{t-1})α ₀	α ₁ α ₀	(3/2)(α ₁) (3/2)(α ₀)

†Renglón superior: Son MS y cada coeficiente se multiplica por i pq α₀/σ_{MSj}; Renglón inferior: Son M y cada coeficiente se multiplica por i pq α₀/σ_{Mj}. Para M la respuesta esperada fue tomada de Rawlings y Thompson (1962) y Márquez (1988), adaptada a la presente nomenclatura.

Al asignar valores de p (0.0 - 1.0) y de h (0.0, 0.5, 0.75, 1.0 y 1.5), tanto α₀+2ph como α₁+ph son constantes e independientes de p resultando (3) igual a uno en todos los casos de p, h y de líneas S_t. Igual situación resulta para el resto de probadores. Así, genéticamente, el recurso de la autofecundación de cada M es estrictamente operativo; es decir, sólo facilita la evaluación de cada cruce probadora.

Comparando ahora las R de las combinaciones S₁ y S₂ con M y MS del probador 3(aa), formando los métodos S1M, S2M, S1MS y S2MS con el método S1MVO en la forma R_k/R_{S1MVO}, se tiene:

$$\begin{aligned}
 R_{S1M}/R_{S1MVO} &= [(\alpha_0+2ph)/\alpha_0](\sigma_{S1MVO}/\sigma_{S1M}), \\
 R_{S1MS}/R_{S1MVO} &= [(\alpha_1+ph)/\alpha_0](\sigma_{S1MVO}/\sigma_{S1MS}), \\
 R_{S2M}/R_{S1MVO} &= 1.5[(\alpha_0+2ph)/\alpha_0](\sigma_{S1MVO}/\sigma_{S2M}) \text{ y} \\
 R_{S2MS}/R_{S1MVO} &= 1.5[(\alpha_1+ph)/\alpha_0](\sigma_{S1MVO}/\sigma_{S2MS}). \tag{4}
 \end{aligned}$$

Tomando el cociente de desviaciones estándar fenotípicas como genotípicas, al substituir cualquier valor de p y de h en las cuatro ecua-

ciones anteriores, la eficiencia en las dos primeras es de 1.0 y en las dos restantes de 1.2.

DISCUSIÓN

Márquez (1985) afirma que con mucha frecuencia la estimación del grado promedio de dominancia en compuestos recombinantes es de a>1, pero que cuando se someten a apareamiento aleatorio por algunas generaciones el valor es de a≤1. En trigo y para rendimiento de grano, la sobredominancia es el tipo de acción génica más frecuente cuando se estima en generaciones tempranas F₁ y F₂ (Escobar *et al.*, 1972) y es causada básicamente por desequilibrio de ligamiento. De existir desequilibrio de ligamiento en la variedad original VO, se espera que la probabilidad de enmascaramiento de los efectos aditivos por los de dominancia en las diferencias entre progenies evaluadas en su comportamiento *per se* sea alta en generaciones tempranas. En estas circunstancias y para poblaciones similares a la del presente estudio quedarían como opciones: practicar selección recurrente con progenies de generaciones más

avanzadas, con el consecuente incremento de tiempo y espacio por ciclo de selección, o evaluar por ACG con MS a las progenies de generaciones tempranas. En este estudio se discute la segunda opción.

Medias y varianzas

Con base en el modelo teórico utilizado, usar MS en lugar de M, no afectó la categorización relativa a la tendencia de las medias y las varianzas producidas con cada uno de los cuatro tipos de probadores (Figura 1), pues en equilibrio de ligamiento la media y la varianza genotípica de MS para sobredominancia ($a=2.0$), correspondió a la de dominancia completa y la de dominancia completa ($a=1.0$) a la de dominancia parcial ($a=0.5$). Dicha categorización se refiere a la predominancia del probador 3 (aa) como el mejor discriminador de mestizos debido a su menor media y mayor varianza (Rawlings y Thompson, 1962; Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1988).

La disminución de un medio en el valor genotípico del heterocigote bajo equilibrio de ligamiento motivó que las varianzas de MS producidas con el probador 3 (aa) se redujeran un 50 % respecto a las varianzas de M (Figura 1). El efecto esperado es una disminución en las diferencias entre progenies MS y un aumento en la dificultad de discriminación de líneas, particularmente si la variación entre ellas es baja. Debido a ello, se prefirió aumentar de 100 líneas S_1 evaluadas por su ACG en los primeros cinco ciclos de selección (Benítez, 1998), a 210 líneas S_2 a partir de la población C5 (Cuadro 1) y seleccionar una sola planta F_2 por cada cruza para la prueba de ACG. No obstante la reducción de varianzas de MS respecto a las de M, aquellas siguen siendo altas para poblaciones con un grado promedio de dominancia bajo; el límite en la disminución de la varianza entre MS será el equivalente a la generada con el probador 2 (Aa), cuyos efectos no dependieron de h (Cuadro 3).

La Magnitud de la varianza de M y MS formados con líneas S_1 y S_2 , fue directamente proporcional al coeficiente de endogamia (Cuadro 3) y 50 % mayor en líneas S_2 (Figura 1). A ello se añade que con líneas S_2 fue posible la eliminación visual a la floración de plantas segregantes F_2 con características morfológicas, fisiológicas y de sanidad no deseables previo a la realización de la cruza probadora. Esta posibilidad difícilmente podría presentarse en la generación F_1 por la menor variación entre plantas dentro de cruza y por la escasa semilla disponible por cruza.

Respuestas a la selección

La naturaleza positiva de h favoreció que la respuesta a la selección fuera alta con el probador 3, baja con el probador 1 e intermedia con los probadores 2 y 4 (Cuadro 4). Con estos resultados, y en el entendido de que los genes A codifican valores genotípicos altos, y los genes a valores genotípicos bajos, el probador 3 identificado como aa deberá tener una alta frecuencia de *loci* en esta condición. Para resistencia durable a roya de la hoja en trigo, la línea Jupateco 73S, formada por selección hacia susceptibilidad a las principales razas fisiológicas presentes en México (Singh, 1991), sería el probador indicado. Estrictamente, si la alta ACG refleja valores genotípicos aditivos altos en las líneas para un carácter en particular, la baja ACG refleja lo contrario. Con esta hipótesis, el probador ideal aa sería el de más baja ACG. Para rendimiento de grano, es la variedad Norteño M67 la que reúne esta condición (Escobar *et al.*, 1972; Hernández y Molina, 1980).

Respecto al uso de M o MS dentro del probador 3, y considerando baja disponibilidad de semilla F_1 de cada familia para evaluación [por ejemplo, 10 semillas por repetición (Benítez, 1998)], los estimadores de varianzas fenotípicas para rendimiento de grano en trigo (Ecuación 2) serán mayores a los producidos por la evaluación de familias F_1 autofecundadas con 20 o

más plantas por repetición. Benítez (1996) encontró en trigo una relación de desviaciones estándares fenotípicas para rendimiento de grano de familias de hermanos completos (HC) y de HC autofecundados (HCS) de $\sigma_{HC} = 1.57\sigma_{HCS}$ con 10 y 20 plantas por repetición para HC y HCS, respectivamente. Como M y MS del probador aa son familias de HC y HCS, respectivamente, se espera que los métodos de ACG con evaluación de MS aumenten su respuesta respecto a la producida con evaluación de M; esto es y de acuerdo con la Ecuación 2 y tomando 10 y 20 plantas por repetición para M y MS, respectivamente, la eficiencia de R_{MS}/R_M será de 1.57, 1.31, 1.23:1, 1.18 y 1.10:1, para $h=0, 0.5, 0.75, 1.0$ y 1.5 , respectivamente. Como la selección con base en MS requiere dos años para completar un ciclo de selección (Cuadro 1) y la selección con base en M requiere un año cuando se utiliza líneas S_1 , la eficiencia de R_{MS}/R_M será reducida a la mitad y del orden de 0.79, 0.66, 0.62, 0.59 y 0.55:1, para $h=0, 0.5, 0.75, 1.0$ y 1.5 , respectivamente. Por el contrario, cuando la selección es con líneas S_2 con M o MS, ambas selecciones requieren dos años para completar un ciclo de selección, en cuyo caso la eficiencia de R_{MS}/R_M considerando que $\sigma_M = 1.57 \sigma_{MS}$ será de 1.57, 1.31, 1.23, 1.18 y 1.10:1 para $h=0, 0.5, 0.75, 1.0$ y 1.5 , respectivamente. Es entonces con líneas S_2 y no con líneas S_1 donde se tiene la respuesta más alta cuando se utilizan MS en lugar de M.

Por la forma de distribución de varianzas de M y MS (Figura 1) y covarianzas con respecto a p y h (Cuadro 4), la eficiencia de la respuesta a la selección de S1M y S1MS sobre S1MVO es de uno (Ecuación 4) pero reducida a la mitad en S1MS cuando se involucra el tiempo requerido para completar un ciclo de selección. Con S2M y S2MS las eficiencias en función de tiempo son de 0.6 respecto a S1MVO; es decir, y de acuerdo con estos resultados, la mejor opción por año es S1M o S1MVO. En la práctica y en algamas como el maíz, S1MVO es el más usado en la selección por ACG (Hallauer y Ló-

pez-Pérez, 1979; Hallauer y Miranda, 1981; Márquez, 1988); también S1MVO o S1M sería la mejor opción para autógamias con suficiente semilla generada de cada polinización manual para evaluación. Sin embargo, en trigo, donde el número de semillas producidas de cada polinización manual es entre 10 y 20, las opciones prácticas para obtener una evaluación insesgada de las progenies se restringen al uso de MS. De los métodos analizados, es con S2MS donde se espera un 60 % de la respuesta esperada a la selección respecto a la obtenida con S1MVO. De mantenerse la relación de $\sigma_M = 1.57 \sigma_{MS}$ (Benítez, 1996) la eficiencia de la S2MS aumentaría al 94 % respecto a S1MVO; llegando a ser ambos métodos S1MVO y S2MS prácticamente de la misma eficiencia genética. Es claro que con un número mayor de plantas evaluadas por repetición en un mayor número de repeticiones, la eficiencia de la S2MS respecto a la S1MVO se esperaría fuera mayor, sobre todo cuando en este último método de selección la semilla F_1 sea limitada.

Finalmente, conviene señalar la posible limitación de los resultados obtenidos, que tienen como base un modelo de dos alelos en cada *locus*, para poblaciones segregantes autógamias generadas por el cruzamiento de más de dos variedades, como sería el caso del CBF2 en trigo, donde el multialelismo podría ser lo más común.

CONCLUSIONES

El uso de mestizos autofecundados no afectó la categorización genética relativa a la tendencia de las medias y las varianzas que se obtienen con mestizos no autofecundados; ello para los cuatro tipos probadores. El cambio en la media y la varianza de mestizos autofecundados respecto a la media y la varianza de mestizos fue constante y asociado a la reducción de un medio en el valor genotípico de los heterocigotes.

El valor genotípico positivo de los heterocigotes presentes en la población básica, permitió identificar al probador de baja ACG y/o de alta frecuencia de *loci* no favorables, como el mejor probador de líneas tempranas derivadas de dicha población.

La evaluación de mestizos de trigo con progenies F₂, aunque teóricamente no arrojó los más altos valores de respuesta a la selección por año, en trigo permitió reducir a una polinización manual por cada cruza probadora. De las opciones de selección con MS, con líneas S₂ se tuvo la recuperación más alta de la respuesta por año y por tanto de la mejor discriminación de líneas tempranas.

BIBLIOGRAFÍA

- Beaver, J.S. and J.D. Kelly. 1994. Comparison of selection methods for dry bean population derived from crosses between gene pools. *Crop Sci.* 34:34-37.
- Benítez R., I. 1996. Teoría de la selección familiar de medios hermanos y hermanos completos autofecundados en trigo. *Revista Fitotecnia Mexicana* 19:175-183.
- Benítez R., I. 1998. Comparación de métodos de selección recurrente en trigo. II. Respuesta a la selección en poblaciones sin endogamia. *Agrociencia* 32:139-147.
- Cockerham, C.C. and D.F. Matzinger. 1985. Selection response based on selfed progenies. *Crop Sci.* 25:483-488.
- Dudley, J.W. 1982. Theory for transfer of alleles. *Crop Sci.* 22:631-637.
- Empig, L.T., C.O. Gardner, and W.A. Compton. 1972. Theoretical gains for different population improvement procedures. University of Nebraska. *Agric. Exp. Stn. Bull. Misc. Pub.* 26. 22 p.
- Escobar P., R., J.D. Molina G. y E. Casas D. 1972. Una extensión del diseño dialélico incluyendo n-1 veces cada progenitor y su aplicación en trigo. *Agrociencia* 8: 179-185.
- Hallauer, A.R. and E. López-Pérez. 1979. Comparison among testers for evaluating lines of corn. *Proc. Corn and Sorghum Ind. Res. Conf.* 34: 57-75.
- Hallauer, A.R. and J.B. Miranda F. 1981. *Quantitative Genetics in Maize Breeding.* Iowa State University Press. Ames, IA. 468 p.
- Hernández S., A. y J.D. Molina G. 1980. Selección de progenitores de trigo según su aptitud combinatoria general para rendimiento de grano y longitud de espiga. *Agrociencia* 42:77-88.
- Ho, Y.T. and R.E. Comstock. 1980. Combining superior alleles from two homozygous populations in a cross-fertilizing species. *Genet. Res.* 36:277-287.
- Kelly, J.D. and M.W. Adams. 1987. Phenotypic recurrent selection in ideotype breeding of pinto beans. *Euphytica* 36:69-80.
- Márquez S., F. 1985. *Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría y Resultados.* Tomo I. AGT-Editor, México. 357 p.
- Márquez S., F. 1988. *Genotecnia Vegetal. Métodos, Teoría y Resultados.* Tomo II. AGT-Editor, México. 665 p.
- Rawlings, J.O. and D.L. Thompson. 1962. Performance level as criterion for the choice of maize testers. *Crop Sci.* 2:217-220.
- Romig, R.W. 1957. Stomal exclusion of leaf rust of wheat. Ph.D. Thesis. Purdue University. Lafayette. 106 p.
- Singh, R.P. 1991. Pathogenicity variations of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* and *P. graminis* f. sp. *tritici* in wheat growing areas of Mexico during 1988 and 1989. *Plant Dis.* 75:790-794.
- Skovmand, B. and S. Rajaram. 1990. Utilization of genetic resources in the improvement of hexaploid wheat. *In: Wheat Genetic Resources: Meeting Diverse Needs.* J.P. Srivastava and A.B. Damania (Eds). John Wiley and Sons. pp: 259-268.
- Silvela, L. and R. Diez-Barra. 1985. Recurrent selection in autogamous species under forced random mating. *Euphytica* 34:817-832.
- Smith, O.S. 1986. Covariance between line per se and testcross performance. *Crop Sci.* 26:540-543.